ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 38, 2, 2004

УДК 576.895.421 + 579.834.114

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЭПИЗООТИЧЕСКОГО ПРОЦЕССА ПРИРОДНЫХ ОЧАГОВ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ БОРРЕЛИОЗОВ В ГОРНОТАЕЖНЫХ ЛЕСАХ СРЕДНЕГО УРАЛА

© Ю. В. Ковалевский, Э. И. Коренберг, Н. Б. Горелова

На протяжении 11 весенне-летних сезонов (1992—2002 гг.) изучали динамику эпизоотического процесса в природных очагах иксодовых клещевых боррелиозов (ИКБ) в горнотаежных лесах Среднего Урала (восток Пермской обл.). В этих очагах одновременно циркулируют *Borrelia garinii* и *B. afzelii*, основной переносчик которых — клещ *Ixodes persulcatus*. Для каждого сезона рассчитаны главные параметры эпизоотического процесса. В период наблюдений было 4 года (1993, 1996, 1999 и 2002), когда показатели численности голодных нимф и взрослых клещей, а также их зараженность боррелиями, плотность зараженных клещей и суммарное количество содержащихся в них спирохет одновременно существенно увеличивались. Им предшествовали годы подъема численности мелких лесных млекопитающих (1992, 1995, 1998 и 2002) и, в частности, доминирующей среди них рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) — основного резервуарного хозяина боррелий. По всей видимости, именно в такие годы резко возрастает возможность горизонтальной передачи возбудителей ИКБ, что приводит к усилению процесса их диссеминации.

Возбудители иксодовых клещевых боррелиозов (ИКБ) — различные виды *Borrelia burgdorferi* sensu lato — формируют в естественных биоценозах сложные трехчленные паразитарные системы. Они широко распространены от западных до восточных границ России (Коренберг и др., 2002). Познание общих механизмов многолетней динамики таких систем и ее региональных особенностей важно для прогнозирования эпизоотической активности и эпидемического проявления природных очагов ИКБ.

С начала 1990-х годов мы изучаем природную очаговость этих заболеваний на востоке европейской части России. Установлено (Korenberg et al., 2002), что здесь: 1) широко распространены 2 возбудителя ИКБ (*B. garinii* и *B. afzelii*); 2) спонтанная зараженность ими характерна для многих мелких лесных млекопитающих и иксодовых клещей 2 видов; 3) таежный клещ (*Ixodes persulcatus*) играет ведущую роль в циркуляции упомянутых спирохет; 4) дополнительный переносчик — клещ *I. trianguliceps*.

Предмет настоящего сообщения — взаимосвязь многолетней динамики численности главных компонентов изучавшихся боррелиозных паразитарных систем: самих боррелий, их основного переносчика и резервуарных хозяев.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалы получены в 1992—2002 гг. в Чусовском р-не Пермской обл., расположенном в низкогорьях Среднего Урала, характеризующихся господством биоценозов южнотаежного типа (Симкин, 1974), почти повсеместным распространением таежного клеща (Лыков, Митрофанова, 1971) и активным проявлением природных очагов ИКБ (Алыпова и др., 2002).

Наблюдения вели на стационаре площадью около 30 км^2. Исходные данные представляют собой итоги учетов численности мелких млекопитающих и голодных *I. persulcatus*, а также результаты исследования отловленных зверьков и клещей на зараженность боррелиями. Полевые и лабораторные работы планировали так, чтобы ежегодно получать соответствующие материалы не менее чем с 10 пунктов, равномерно размещенных по всему стационару.

Для обеспечения результативности бактериологического раздела работы учет и отлов мелких млекопитающих всегда вели во второй половине лета (июль—август), когда доля инфицированных боррелиями зверьков наиболее высока (Gorelova et al., 1995). Пользовались трапиковыми живоловками Шермана (H. B. Sherman Co., Tallahassee FL., USA) с приманкой из хлеба, смоченного растительным маслом. Их выставляли линиями по 25—50 штук и проверяли дважды в сутки. Всего отработано 13 500 ловушко-суток и поймано более 5 тыс. зверьков. Еще около 100 особей добыли другими способами (облов стожков и раскопка нор на лесных полянах, установка цилиндров и кротоловок по кротовым ходам и т. п.). У большинства отловленных лесных полевок определяли возраст, основываясь на строении их зубов (Тупикова и др., 1970). Использовали коэффициенты, предложенные для расчета плотности восточно-европейских популяций этих зверьков по данным относительного учета (Тупикова, 1983: Бернштейн и др., 1995).

Сведения о численности имаго и нимф таежного клеща имеются с 1993 г. Они характеризуют ее уровень в периоды массовой активности этих фаз развития *I. persulcatus* (май—июнь). Обилие взрослых особей переносчика первые 3 сезона оценивали способом, основанным на однократном сборе клещей с площадок по 100 м^2 (Коренберг, Ковалевский, 1982); в остальные годы применяли учет на флаго-час. В общей сложности обследовано 450 площадок (по 150 в год) и выполнено 420 флаго-часов (по 60 в год). По этим данным, используя переводные коэффициенты, обоснованные итогами специальных полевых опытов (Ковалевский, Коренберг, 2002), рассчитывали стандартные показатели плотности имаго (среднее число особей, активирующихся на 1 га). Голодных нимф собирали небольшим (40 × 80 см) флагом, полотнище которого медленно протаскивали по поверхности подстилки, выбирая для этого затененные места с разреженным травяным покровом. Всего выполнили 375 таких флаго-часов.

Индивидуальная зараженность мелких млекопитающих боррелиями охарактеризована по результатам посева на среду BSK мочевых пузырей зверьков. Исследование этого наиболее оптимального для изоляции боррелий внутреннего органа вели так, как описано ранее (Gorelova et al., 1995). Выполнено 1263 посева от соответствующего количества животных. Зараженность боррелиями *I. persulcatus* выявляли методом темнопольной микроскопии. Использовали отработанные ранее приемы приготовления и нормы просмотра витальных препаратов (Ковалевский и др., 1991, 1996). Всего исследовано 1614 взрослых клещей и 1149 нимф. Ежегодно тестировали, практически, одинаковое количество самцов и самок. Отсутствие сколько-нибудь существенных различий в их зараженности (Ковалевский и др., 2001) позволяет далее анализировать данные микроскопии без учета пола исследованных клещей. Для оценки степени инфицированности последних (т. е. обилия содержащихся в них боррелей) во всех 702 положительных препаратах от имаго и в подавляющем большинстве таких препаратов от нимф (в 410 из 429) подсчитана концентрация этих спирохет (среднее число микробных тел на 100 полей зрения). Определяя по этим данным общее количество боррелий в конкретной особи переносчика, учитывали следующее: 100 полей зрения составляют (в использованной оптической системе) около $^1/_{85}$ препарата; из зараженной нимфы в него попадает подавляющее большинство содержащихся в ней спирохет (Ковалевский и др., 1996), из взрослого клеща — около 20 % (Ковалевский и др., 1991). Численность векторной части популяции боррелий, т. е. суммарный их запас во всех зараженных переносчиках (в миллионах на га), оценивали предложенным ранее способом (Kovalevskii, Korenberg, 1995) как произведение среднего числа спирохет в одном зараженном клеще, доли инфицированных особей в популяции *I. persulcatus* и общей плотности последней.

Для сопоставления привлечены наши материалы, характеризующие динамику численности *I. persulcatus* и мелких лесных млекопитающих в паразитарных системах природных очагов клещевых инфекций Амур-Буреинского междуречья (Хабаровский край). Частично эти данные опубликованы ранее (Ковалевский и др., 1979; Кузиков и др., 1979; Ковалевский, Коренберг, 1987; Коренберг и др., 1987). В обобщенном виде приводятся впервые.

Статистическая обработка выполнена для P = 0.95. Использовали критерий Стьюдента (t) и коэффициент корреляции (r).

Авторы благодарны Г. А. Воронову и Б. И. Шефтелю за помощь в определении землероек, а также П. М. Барановскому, идентифицировавшему отловленных *Microtus arvalis* посредством электрофореза гемоглобинов крови.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Резервуарные хозяева. Живоловками добыли представителей 16 видов мышевидных грызунов и насекомоядных (табл. 1). Их перечень почти полностью исчерпывает фауну мелких млекопитающих южной тайги востока европейской части России (Воронов, 1993), а соотношение очень сходно с тем, которое отмечено в других обследованных пунктах этого региона (Тупикова, Разумова, 1963; Башенина, 1968; Ковалевский и др., 1969; Шилова, 1971; Симкин, 1974; Тупикова и др., 1980). Подавляющая часть (около $^3/_4$ общего вылова) приходится на рыжую полевку. Этот массовый вид почти ежегодно составлял более половины (чаще 80—90 %) добытых грызунов; второе место среди них в разные годы занимали то полевка-экономка, то красная или красно-серая полевки, то малая лесная мышь.[1] Использованные нами орудия лова мало привлекательны для насекомоядных. Тем не менее, на них приходится более 5 % общего вылова. Чаще попадалась обыкновенная бурозубка (в среднем 85 % от всех пойманных землероек). Наряду с рыжей полевкой этот зверек, несомненно, составляет основу населения

---

[1] Название приведено по Громову и Ербаевой (1995); в наших прежних публикациях (Gorelova et al., 1995; Коренберг и др., 1997; Postic et al., 1997) этот зверек указан как лесная мышь (*Apodemus sylvaticus*).

Таблица 1

Доля разных видов в общем вылове мелких млекопитающих живоловками и их зараженность боррелиями (обобщенные данные за 1992—2002 гг.)

Table 1. Quota of different species in the total catch of small mammals by traps and their infection with borreliae

Виды	Добыто зверьков	Доля в вылове, %	Исследовано зверьков	Из них с боррелиями	
				абс.	%
Грызуны					
Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*)	3606	70.7	660	84	12.7
Красная полевка (*C. rutilus*)	195	3.8	48	10	20.8
Красно-серая полевка (*C. rufocanus*)	174	3.4	69	7	10.1
Полевка-экономка (*Microtus oeconomus*)	616	12.1	211	37	17.5
Темная полевка (*M. agrestis*)	31	0.6	17	1	5.9
Обыкновенная полевка (*M. arvalis*)	18	0.4	20	0	
Водяная полевка (*Arvicola terrestris*)	2	<0.1	2	0	
Малая лесная мышь (*Apodemus uralensis*)	180	3.5	70	3	4.3
Лесная мышовка (*Sicista betulina*)	3	0.1	3	0	
Обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*)	1	<0.1	1	0	
Насекомоядные					
Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*)	236	4.6	111	2	1.8
Средняя бурозубка (*S. caecutiens*)	23	0.4	13	0	
Равнозубая бурозубка (*S. isodon*)	13	0.2	10	0	
Малая бурозубка (*S. minutus*)	4	0.1	7	0	
Кутора обыкновенная (*Neomys fodiens*)	1	<0.1	1	0	
Крот европейский (*Talpa europaea*)	1	<0.1	34	0	

мелких лесных млекопитающих района работ. Известно, что здесь он иногда становится даже преобладающим; в этом случае «землеройко-полевковый» аспект населения лесных биоценозов может сменяться «полевково-землеройковым» (Долгов и др., 1968б). В период наших наблюдений это, видимо, произошло в 2000 и 2001 гг., когда доля мелких насекомоядных в общем вылове (более ¼) на порядок превысила фоновые (2—4 %) значения.

Колебания численности мышевидных грызунов и землероек были очень заметны, причем динамика каждой из этих групп определялась сильными флюктуациями обилия соответствующего фонового вида (табл. 2). Так, периодические спады численности рыжей полевки, которые для восточно-европейских лесов связывают преимущественно с суровой зимой и плохим плодоношением древесных пород (Мальков, 1966; Башенина, 1968; Берштейн и др., 1987), часто доводили ее попадаемость в ловушки до нулевых или едва превышающих ноль значений. На пиках численности этот показатель был в сотни раз весомее. Для этих лет характерно обилие взрослых (9—10 мес и старше) полевок, родившихся летом и осенью предшествующего сезона: на 100 ловушко-суток приходилось 15—40 таких зверьков против максимум 4—5 в остальные годы. Собственно, все отмеченные нами пики оказались результатом размножения столь большого количества благополучно перезимовавших особей. Эта ситуация достаточно типична и для равнинных сопредельных территорий (Мальков, 1966). У обыкновенной бурозубки диапазон многолетних колебаний численности (ее попадаемость в

Таблица 2

Многолетняя динамика численности мелких млекопитающих
и результаты их бактериологического исследования

Table 2. Long-term dynamics of small mammals and results of bacteriological tests

Годы	Отработано ловушко-суток	Среднее число зверьков на 100 ловушко-суток*		Исследовано зверьков	Из них с боррелиями	
		грызуны	землеройки		абс.	% ($P \pm 2m_P$)
1992	350	87.4 (76.9)	1.7 (1.4)	33	18	54.5 ± 17.3
1993	1800	1.7 (1.6)	0.1 (<0.1)	26	7	26.9 ± 17.4
1994	1375	54.5 (49.4)	1.1 (1.0)	245	10	4.1 ± 2.5
1995	1600	98.3 (80.4)	2.6 (2.1)	364	28	7.7 ± 2.8
1996	2200	0.3 (0.2)	<0.1 (0.0)	8	3	37.5 ± 34.2
1997	1450	26.2 (11.4)	1.3 (0.8)	167	10	6.0 ± 3.7
1998	1075	103.2 (56.3)	2.2 (1.8)	202	40	19.8 ± 5.6
1999	1525	14.3 (11.6)	0.3 (0.3)	58	3	5.2 ± 5.8
2000	825	20.0 (17.8)	7.0 (6.3)	106	22	20.8 ± 7.9
2001	300	95.5 (81.3)	34.6 (31.3)	52	1	1.9 ± 3.8
2002	1000	0.3 (0.0)	0.1 (0.1)	15	2	13.3 ± 17.5

Примечание. * В скобках дано обилие фонового вида: рыжей полевки или обыкновенной бурозубки.

ловушки варьировала по годам более чем в 300 раз) оказался почти столь же велик, как и у рыжей полевки. Направление изменений обилия этих видов всегда совпадало. Соответственно, как и в других южнотаежных районах востока европейской части России (Тупикова, Разумова, 1964; Долгов и др., 1968б), показатели, характеризующие общее обилие мышевидных грызунов и землероек, менялись от года к году с разной интенсивностью, но синхронно. Для обеих групп зверьков эти изменения в период наших наблюдений укладывались в трехлетний цикл. В итоге многолетний ход суммарного обилия всех мелких млекопитающих (рис. 1) четко отражал последователь-

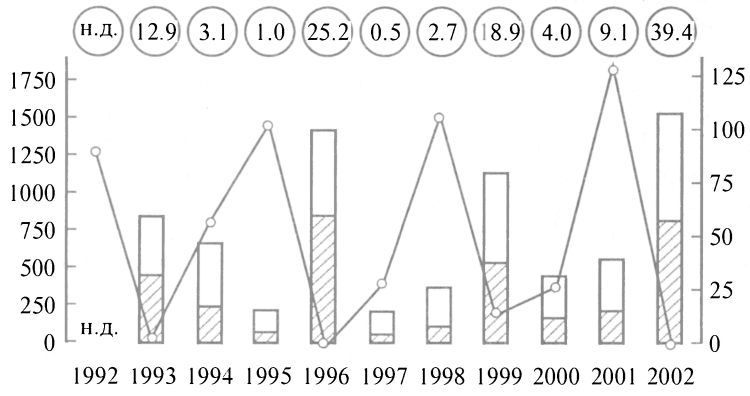

Рис. 1. Динамика численности мелких млекопитающих, взрослых *Ixodes persulcatus* и векторной части популяции боррелий, связанной с этой фазой развития таежного клеща, в горнотаежных лесах Среднего Урала (Пермская обл.).

Кривая линия — число зверьков на 100 ловушко-суток — шкала справа. Столбики — число клещей на 1 га (заштрихованная часть — зараженные особи) — шкала слева. Цифры в кружках — суммарное количество боррелий (млн) в зараженных клещах на 1 га, «н. д.» — нет данных.

Fig. 1. Dynamics of small mammals, *Ixodes persulcatus* adults, and a vector part of *Borrelia* population associated with this of the tick in mountain taiga forests of the Middle Ural (Perm Province).

ное чередование 3 основных фаз динамики их численности: нарастание, пик, падение. Все 4 отмеченных пика были почти одинаково высоки, отличаясь друг от друга не более чем в 1.5 раза. Послепиковые спады также были хорошо выражены. Трижды (1993, 1996 и 2002 г.) они приводили к столь глубоким депрессиям, что даже во второй половине лета удавалось отловить лишь единичных зверьков.

Боррелии найдены нами почти у всех сколько-нибудь обычных мышевидных грызунов района работ, а также у обыкновенной бурозубки (табл. 1). Отрицательный результат исследования прочих видов зверьков, вероятно, связан с малым числом тестированных особей. Скорее всего, и многие из них должны вовлекаться в циркуляцию возбудителей ИКБ на изучаемой территории. Прежде всего это относится к лесной мышовке (боррелии у нее уже обнаружены в 2003 г.), а также к обыкновенной полевке, малой бурозубке и куторе обыкновенной, спонтанная зараженность которых отмечена в других европейских очагах (Григорьева, Третьяков, 1998; Gern et al., 1998).

Особенно часто (примерно у каждой 5—10 тестированной особи) боррелий обнаруживали у различных полевок: у фоновой — рыжей, а также у красной, красно-серой и экономки (табл. 1). Усредненный показатель зараженности, рассчитанный по всем исследованным представителям *Clethrionomys* и *Microtus*, составил почти 14 %. Он существенно превысил таковой у мышей (менее 5 %), а тем более — у насекомоядных (около 1 %). Разница приведенных значений вполне достоверна ($t = 3.5—9.2 > 2.0$) и, в целом, соизмерима с наблюдавшейся в других регионах (Матущенко и др., 1996; Григорьева, Третьяков, 1998). Несомненно, она определяется уровнем контакта зверьков рассматриваемых групп с нимфами таежного клеща, т. е. с той фазой развития переносчика, которая, по общепринятым представлениям (Наумов, Васильева, 2001), особенно значима для поддержания циркуляции боррелий в популяциях их резервуарных хозяев. Действительно, многократно продемонстрировано (Лабзин, 1985), в том числе и для восточно-европейской тайги (Суворова и др., 1963; Долгов и др., 1968а, б; Шилова, 1971; Тупикова и др., 1980), что обилие нимф *I. persulcatus* обычно наиболее высоко именно на лесных и серых полевках, в то время как на представителях рода *Apodemus* и, особенно, на землеройках и кротах эти клещи весьма редки.

Возрастные различия в зараженности мелких млекопитающих на примере рыжей и красной полевок демонстрирует табл. 3. Как и следовало ожидать (Boer et al., 1993; Talleklint et al., 1993), у самых старых, перезимовавших, особей боррелий обнаруживали достоверно чаще ($t > 2.0$), чем у сеголеток. Часть этих примерно годовалых (на момент обследования) зверьков могла получить спирохет еще совсем молодыми в конце предыдущего летнего сезона. Но в большей мере их повышенная зараженность, видимо, определяется тем, что весеннее появление таежного клеща они встречали совершенно взрослыми особями, т. е. самыми предпочитаемыми для нимф прокормителями, и могли подвергаться их нападению и инфицироваться боррелиями на всем протяжении периода массовой активности этой фазы развития переносчика. Отметим в этой связи, что и среди сеголеток зараженность 3—4-месячных зверьков первых весенних выводков, в целом, также оказалась несколько выше (9.0 %), чем у еще более молодых полевок (6.9 %).

Инфицированных боррелиями зверьков мы обнаруживали ежегодно. Их доля среди исследованных мелких млекопитающих варьировала по годам в широких пределах (табл. 2). Рассматривая приведенный ряд ее значе-

Таблица 3

Зараженность боррелиями лесных полевок разного возраста (обобщенные данные за вторую половину лета 1994—2002 гг.)

Table 3. The infection of voles of different age with borreliae (generalised data for the second part of summers of 1994—2002)

Возраст зверьков	Рыжая полевка		Красная полевка		Оба вида (в сумме)			
	исследовано зверьков	из них с боррелиями	исследовано зверьков	из них с боррелиями	исследовано зверьков	из них с боррелиями		t
						абс.	% ($P \pm 2m_P$)	
Перезимовавшие (9—12 мес. и старше)	289	40	20	7	309	47	15.2 ± 4.1	3.2
Сеголетки (2—4 мес.)	317	22	27	3	344	25	7.3 ± 2.8	

ний, следует учитывать, что тестируемые нами выборки адекватно отражали реальное соотношение в природе разных видов зверьков и возрастную структуру их населения только в 1993—1997 гг. Поэтому именно указанный период оптимален для демонстрации особенностей многолетних изменений зараженности резервуарных хозяев. Она оказалась наиболее высока во время глубоких депрессий мелких млекопитающих (1993 и 1996 гг.), когда среди немногочисленных отловленных зверьков боррелий обнаруживали у каждой 3—4 особи. В остальные 3 года доля инфицированных была в несколько раз ниже. Иначе менялось обилие зараженных зверьков, которое шло синхронно с общей численностью мелких млекопитающих: во время обеих ее депрессий оно было минимально (0.2—0.5 особи в расчете на 100 ловушко-суток); в периоды подъемов (1994 и 1997 гг.) — оказалось выше (2.1—2.3 особи), а на пике (1995 г.) — достигло максимума (7.8 особи). Опираясь на приведенные показатели, можно полагать, что в конце эпизоотического цикла количество инфицированных зверьков варьирует по годам от единичных особей до нескольких десятков на га. Подавляющее большинство из них составляют мышевидные грызуны, а среди последних — рыжая полевка. Учитывая это обстоятельство, а также ведущее значение рыжей полевки в прокормлении преимаго *I. persulcatus* в восточно-европейской тайге (Тупикова и др., 1980) и неоднократно продемонстрированную ее способность легко передавать боррелий питающимся клещам (Gern, Humaer, 2002), можно быть уверенным, что в природных очагах ИКБ Западного Урала именно она, как мы и предполагали ранее (Gorelova et al., 1995), является основным резервуарным хозяином боррелий. Определенное значение для поддержания боррелиозных паразитарных систем здесь, очевидно, имеют и некоторые другие мышевидные грызуны, в первую очередь — полевка-экономка. Резервуарная роль мелких насекомоядных ввиду их низкой зараженности боррелиями, по-видимому, весьма малосущественна.

Основной переносчик. Данные обоих использованных способов учета демонстрируют значительную нестабильность численности взрослых *I. persulcatus* в районе работ (табл. 4). В одни годы она достигает очень высокого уровня, характерного для самых процветающих популяций таежного клеща востока европейской части России (Коренберг, Ковалевский, 1981), в другие — снижается более чем в 7 раз. На протяжении всего периода наблюдений эти колебания постоянно укладывались в трехлетний цикл,

Таблица 4

Многолетняя динамика численности голодных взрослых *Ixodes persulcatus* и их зараженность боррелиями

Table 4. Long-term dynamics of abundance of unfed *Ixodes persulcatus* adults and their infection with borreliae

Годы	Среднее (M ± 2m) число клещей		Исследовано клещей	Из них с боррелиями		Среднее число боррелий на 100 полей зрения в положительных препаратах
	на 1 площадку	на 1 флаго-час		абс.	% ($P \pm 2m_P$)	
1993	1.2 ± 0.3	—	179	91	50.8 ± 7.5	71.5 ± 26.5
1994	1.0 ± 0.2	—	142	52	36.6 ± 8.1	29.7 ± 13.5
1995	0.3 ± 0.1	—	145	50	34.5 ± 7.9	28.9 ± 14.1
1996	—	14.2 ± 3.4	250	152	60.8 ± 6.2	68.5 ± 14.4
1997	—	2.1 ± 0.5	152	48	31.6 ± 7.5	16.2 ± 5.8
1998	—	3.9 ± 1.1	156	46	29.5 ± 7.3	55.4 ± 24.8
1999	—	11.4 ± 3.3	160	77	48.1 ± 7.9	81.5 ± 24.0
2000	—	4.6 ± 1.8	140	50	35.7 ± 8.1	56.8 ± 30.3
2001	—	5.8 ± 1.8	140	55	39.3 ± 8.3	94.1 ± 36.4
2002	—	15.4 ± 3.4	150	81	54.0 ± 8.1	111.9 ± 49.3

всегда включающий год с хорошо выраженным подъемом обилия клещей до уровня, приближающегося к тысяче и более голодных имаго на га (рис. 1).

Боррелии были обнаружены у значительной части (43.5 %) исследованных взрослых *I. persulcatus*. Как и в других, длительно наблюдавшихся «персулькатусных» очагах ИКБ (Ковалевский и др., 1993; Кисленко, Коротков, 2002), по годам доля зараженных имаго (табл. 4) варьировала мало (не более чем 2 раза). Она всегда оставалась высокой, ежегодно превосходя 25 % уровень. Ход небольших изменений этого показателя тесно коррелировал с колебаниями общей численности переносчика (r = 0.93). Все (и только они) отмеченные за период наблюдения подъемы обилия взрослых *I. persulcatus* (1993, 1996, 1999 и 2002 гг.) сопровождались нарастанием зараженности этих клещей до значений очень близких к 50 %-ному порогу или даже превышающих его. Естественно, что именно в эти 4 сезона плотность инфицированных имаго в очаге была особенно высока: по нашим расчетам их примерное количество составляло 400—900 особей на га. В остальные годы на такой площади в среднем активировалось лишь от нескольких десятков до 1.5—2.5 сотен зараженных боррелиями взрослых *I. persulcatus* (рис. 1).

Известно, что количество боррелий в конкретных зараженных особях таежного клеща (степень их индивидуальной инфицированности), как и у других переносчиков ИКБ, колеблется в огромных пределах (Kovalevskii, Korenberg, 1995). В нашем исследовании разброс концентрации боррелий в различных препаратах был очень велик — от 0.4 до 777.2 спирохет на 100 полей зрения. Усредненное ее значение, впрочем, не столь впечатляюще (66.4) и в пересчете на общее число боррелий, содержащееся непосредственно в самом клеще, составляет около 25—30 тыс. микробных тел. По годам инфицированность имаго (табл. 4) колебалась до 7 раз. В направлении изменений этого показателя прослеживается некоторая корреляция с многолетней динамикой как общего обилия взрослых *I. persulcatus* (r = = 0.73), так и доли зараженных особей в их популяции (r = 0.64).

Таблица 5

Многолетняя динамика численности голодных нимф *Ixodes persulcatus* и их зараженность боррелиями

Table 5. Long-term dynamics of abundance of unfed *Ixodes persulcatus* nymphs and their infection with borreliae

Годы	Выполнено флаго-часов сбора нимф	Среднее число клещей на флаго-час (M ± 2m)	Исследовано клещей	Из них с боррелиями		Среднее число боррелий на 100 полей зрения в положительных препаратах (M ± 2m)
				абс.	% ($P \pm 2m_P$)	
1993	43	5.6 ± 0.7	226	69	30.5 ± 6.1	22.6 ± 6.7
1994	56	1.3 ± 0.3	71	15	21.1 ± 9.7	?
1995	20	0.1 ± 0.1	2	2	?	?
1996	29	23.1 ± 3.8	250	156	62.4 ± 6.1	57.6 ± 11.0
1997	56	3.7 ± 1.1	151	44	29.1 ± 7.4	20.8 ± 8.0
1998	76	0.5 ± 0.3	33	8	24.2 ± 14.9	?
1999	21	17.5 ± 3.7	117	50	42.7 ± 9.1	41.3 ± 11.7
2000	42	5.6 ± 1.6	129	43	33.3 ± 8.3	55.8 ± 21.2
2001	15	0.9 ± 0.6	13	4	30.8 ± 25.6	?
2002	17	10.9 ± 2.0	157	38	24.2 ± 6.8	33.0 ± 10.4

Рассмотрим в той же последовательности данные по голодным нимфам таежного клеща (табл. 5). Их обилие, оцененное по результатам сбора на флаг, варьировало за период наблюдений примерно в 230 раз, т. е. в гораздо более широких пределах, чем обилие имаго. Подобная ситуация в целом соответствует имеющимся представлениям о соотношении размаха колебания численности этих фаз развития *I. persulcatus* (Наумов, Бабенко, 1985). В приведенном ряду показателей хорошо выражена трехлетняя периодичность. Нарастание обилия нимф обычно происходит очень резко и всегда приходится на годы с особенно высоким обилием взрослых клещей (1993, 1996, 1999 и 2002 гг.). В последующие 2 сезона оно постепенно падает, вновь возвращаясь к крайне низкому уровню. Заметная корреляция обилия нимф и имаго ($r = 0.81$) свидетельствует об общности факторов, определяющих в районе нашей работы уровень численности этих фаз развития переносчика.

Среди исследованных в темном поле нимф многие (38.7 %) содержали боррелий. Приведенный показатель мало (всего на 4.8 %) отличается от значения аналогичного параметра, характеризующего зараженность взрослых клещей (см. выше). Учитывая крайне низкую вероятность трансовариальной передачи боррелий у *I. persulcatus* (Нефедова и др., 2002), это свидетельствует о весьма массивном инфицировании популяции таежного клеща на этапе питания личинок. Доля зараженных нимф в разные годы варьировала не более чем в 2—3 раза и колебалась в пределах от $\frac{1}{5}$ до $\frac{2}{3}$ объема тестированной выборки. Как и в случае с имаго, величина этой доли хорошо коррелировала с обилием самих клещей ($r = 0.86$). Динамика ее изменения обычно укладывалась в серию подъемов (1993, 1996, 1999 гг.), отделенных друг от друга парой сезонов с менее высокой зараженностью нимф, и в целом совпадала с кодом соответствующего показателя у взрослых особей переносчика. Лишь на последнем этапе наблюдений эта закономерность нарушалась, и ожидавшийся в 2002 г. подъем зараженности нимф не произошел. Более того, она даже снизилась по сравнению с двумя предшествующими сезонами. Напомним, что оба они характеризовались преобладанием среди мелких лесных млекопитающих землероек-бурозубок (см. выше). Показано, что в подобной ситуации эти насекомоядные выкармливают очень значительную часть общего запаса напитавшихся личинок таежного клеща (Хляп и др., 1987). Несомненно, что именно от личинок с землероек 2000—2001 гг. произошло большинство голодных нимф, активизировавшихся в 2002 г. Пониженный уровень их зараженности боррелиями — еще одно свидетельство малого резервуарного значения мелких насекомоядных в боррелиозных паразитарных системах.

Обычно нимф *I. persulcatus* активируется примерно в 10 раз больше, чем взрослых особей (Коренберг, Ковалевский, 1977; Левин, 1990; Коротков, Кисленко, 2001), а зараженность этих фаз оказалась очень сходной (см. выше). Поэтому можно полагать, что в описываемом очаге среднемноголетняя численность инфицированных голодных нимф на порядок выше аналогичного значения для имаго и исчисляется тысячами клещей на га. Характер изменений количества таких особей по годам косвенно отражает данные об их обилии в расчете на флаго-час. Особенно высоко (до 8—15 клещей) оно оказалось во время максимальных пиков нимфальной части популяции переносчика (1996 и 1999 гг), а особенно низко (около 0.1) — во время ее самых глубоких депрессий (1995 и 1998 гг.). Прослеживается корреляция многолетней динамики обилия инфицированных нимф с изменениями численности взрослых зараженных клещей ($r = 0.75$).

Разброс концентрации боррелий в препаратах из зараженных нимф и среднее ее значение (0.4—515.2 и 42.6 спирохет на 100 полей зрения соответственно) мало отличались от отмеченных для имаго (см. выше). Разумеется, это не следует трактовать как равенство индивидуального содержания боррелий на рассматриваемых фазах развития *I. persulcatus.* Напротив, рассчитанное по этим данным абсолютное количество спирохет в зараженной нимфе (в среднем около 3—4 тыс, микробных тел) оказалось почти на порядок (в 8 раз) ниже, чем во взрослом клеще, что в целом соответствует уровню подобных различий, известному у других переносчиков ИКБ (Васильева, Наумов, 1996). Степень инфицированности нимф в разные годы не оставалась постоянной (табл. 5), но отсутствие репрезентативных материалов за ряд лет наблюдений не дает возможности в полной мере охарактеризовать размах и направление ее изменений.

Мы не обнаружили четкой связи доли зараженных особей среди голодных нимф и количества содержащихся в них спирохет с аналогичными показателями у взрослых клещей в следующем году ($r = -0.34$ и 0.17 соответственно). Это согласуется с экспериментальными данными, свидетельствующими, что у *I. persulcatus* вертикальная передача боррелий теми нимфами, которые получили их от личинок, мало эффективна и что параметры зараженности будущих имаго должны зависеть преимущественно от интенсивности эпизоотического процесса, определяющей возможность массового дополнительного инфицирования нимф при кровососании на прокормителях (Коренберг и др., 1988; Наумов и др., 1998).

Боррелии. Судя по динамике обилия зараженных резервуарных хозяев (см. выше), в районе работ численность гостальной части популяции этих спирохет должна сильно нарастать в годы пиков мелких лесных млекопитающих и существенно снижаться во время их депрессий. Отсутствие каких-либо сведений по абсолютному количеству боррелий в организме инфицированного зверька не позволяет полнее оценить количественную сторону этого процесса.

Значения суммарного числа боррелий, содержащихся во всех голодных взрослых особях таежного клеща, рассчитанные для конкретных лет периода наблюдений, варьировали в диапазоне от менее 1 до 20—40 млн микробных тел на га, т. е. отличались не более чем на 2 порядка. Таким образом, численность векторной части популяции боррелий, связанной с имаго основного переносчика, менялась по годам не слишком существенно (для микроорганизмов), хотя не была столь стабильна, как в других, изученных в этом отношении, природных очагах ИКБ (Kovalevskii, Korenberg, 1995). Ее колебания имели четкую трехлетнюю цикличность (рис. 1), тесно коррелируя с обилием зараженных взрослых клещей (r = 0.95) и степенью их инфицированности (r = 0.80). Сопоставление численности зараженных имаго и нимф, а также количественных оценок содержания в них боррелий свидетельствует, что та часть популяции возбудителя, которая связана с голодными нимфами *I. persulcatus*, видимо, была вполне соизмерима с суммарным запасом этих спирохет во взрослых клещах и имела сходную с ним динамику.

Сопряженность динамики основных компонентов паразитарной системы. Характер такой сопряженности на модели «мелкие млекопитающие—голодные имаго таежного клеща—связанная с ними векторная часть популяции боррелий» демонстрирует рис. 1. Изменения численности зараженных имаго и суммарного количества содержащихся в них спирохет идут почти синхронно с флюктуациями общей плотности взрослых *I. persulcatus* (r = 0.99 и 0.95 соответственно). При этом динамика всех 3 упомянутых параметров на год «отстает» от колебаний обилия мелких млекопитающих, а их корреляционная связь с численностью этих зверьков предшествующим летом весьма тесна (r = 0.83, 0.88 и 0.84 соответственно). Аналогичное сопоставление с многолетними рядами других (относящихся к взрослым переносчикам) показателей интенсивности циркуляции боррелий (доля зараженных клещей и степень их инфицированности) также выявило их корреляционную связь с прошлогодним обилием зверьков (r = 0.86 и 0.70). Флюктуации значений параметров, описывающих нимфальную часть векторного компонента боррелиозного очага (табл. 5), в целом демонстрируют сходный характер их зависимости от динамики мелких млекопитающих. Наиболее выраженной (r = 0.71) она оказалась для численности нимф.

Таким образом, периодические подъемы обилия лесных зверьков чрезвычайно благоприятны для функционирования природных очагов ИКБ Среднего Урала. Они не только поддерживают в целом относительно высокий общий уровень численности переносчика, но также увеличивают возможность горизонтальной передачи боррелий и способствуют процессу их диссеминации. Мы связываем это со свойственным подобным пикам повышенным обилием перезимовавших особей среди рыжих полевок и других резервуарных хозяев спирохет. Первостепенная роль старшей возрастной группы носителей в эпизоотическом процессе — это характерная черта хронически протекающих у мелких млекопитающих инфекций и инвазий самой различной этиологии (Карасева, Ананьин, 1954; Коренберг, 1964; Kalyakin et al., 1973; Карулин и др., 1993; Бернштейн и др., 2001), в том числе свойственных лесным биоценозам. Считается, что такие зверьки очень важны и для функционирования паразитарных систем очагов ИКБ (Наумов, Васильева, 2001), а с изменениями их обилия, в значительной степени, должна быть тесно связана динамика популяций возбудителей этих заболеваний (Коренберг, 2002). Во всяком случае, в условиях Среднего Урала именно перезимовавшие особи резервуарных хозяев определяют общий высокий уровень обилия зараженных боррелиями мелких млекопитающих,

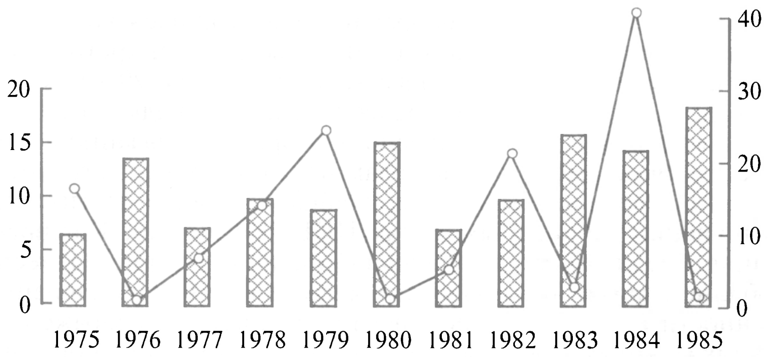

Рис. 2. Динамика численности мелких млекопитающих и взрослых *Ixodes persulcatus* в среднетаежных лесах Амур-Буреинского междуречья (Хабаровский край).

Кривая линия — число зверьков на 100 ловушко-суток — шкала справа. Столбики — число клещей на флаго-час — шкала слева.

Fig. 2. Dynamics of small mammals, *Ixodes persulcatus* adults, in medium taiga forests of the Amur-Bureya ridge (Khabarovsk Territory).

наблюдающийся на пиках численности последних. Как важнейшие прокормители преимаго таежного клеща они, несомненно, обеспечивают в эти периоды массовое инфицирование основного переносчика. Напротив, глубокие депрессии мелких лесных зверьков резко снижают эпизоотическую активность боррелиозных очагов на период, охватывающий обычно не менее 2 сезонов. На это время заметно сокращаются как обилие *I. persulcatus*, так и уровень его зараженности, количество инфицированных клещей, а также общая численность связанных с ними боррелий. Такие депрессии оказывались мощным лимитирующим фактором, в значительной мере определяющим своеобразие многолетней динамики природных очагов ИКБ Среднего Урала. Им, несомненно, обязаны, в частности, большие перепады обычно довольно стабильной численности имаго таежного клеща, а также высокая степень синхронности колебаний различных параметров эпизоотического процесса, не наблюдающаяся, как правило, при длительном мониторинге боррелиозных паразитарных систем в других регионах (Ковалевский и др., 1993; Kovalevskii, Korenberg, 1995; Буренкова, 2000; Кисленко, Коротков, 2002; Gern et al., 2002).

В этом отношении горнотаежный Урал существенно отличается от расположенной западнее южнотаежно-подтаежной полосы равнинного Приуралья. Последней свойствен высокий и устойчивый уровень численности мелких лесных млекопитающих (Тупикова, Разумова, 1964; Тупикова и др., 1980), обусловленный исключительной благоприятностью этих биоценозов для доминирующей в них рыжей полевки (Тупикова, Коновалова, 1971; Бернштейн и др., 1987). Не испытывая глубоких депрессий, зверьки-прокормители клещей не лимитируют и не определяют здесь численности *I. persulcatus* (Тупикова и др., 1980), в результате чего она весьма стабильна (Ковалевский и др., 1988). В подобных условиях мелкие млекопитающие вряд ли могут оказывать заметное влияние на динамику активности природных очагов инфекций, связанных с этим переносчиком (Коренберг, 1979). Севернее, в полосе перехода к средней тайге, с далеко не столь стабильной численностью лесных зверьков (Башенина, 1968), их воздействие на неравномерность течения эпизоотического процесса в очагах ИКБ более выражено (Филоненко и др., 2002). Сходную ситуацию мы наблюдали и в дальневосточных среднетаежных лесах (рис. 2), где влияние резких колебаний численности мелких млекопитающих на последующую динамику популяций *I. persulcatus* оказалось почти столь же существенно (r = 0.81), как и на Среднем Урале. Тем не менее, некоторые «сбои» в этой закономерности (например, очень слабо выражен спад обилия взрослых клещей после депрессии зверьков в 1983 г.) свидетельствуют о том, что ее не следует абсолютизировать.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, на Среднем Урале численность мелких лесных млекопитающих и, в первую очередь, основного резервуарного хозяина боррелий — рыжей полевки, относится к числу важнейших факторов, определяющих динамику паразитарных систем природных очагов ИКБ. С ней тесно связаны колебания эпизоотической активности этих очагов, нарастающей после пиков обилия зверьков и затухающей вслед за депрессиями последних. В частности, именно такая зависимость детерминирует флюктуации наиболее важного (Korenberg et al., 2002) экологического фактора риска заражения людей — абсолютной численности инфицированных переносчиков. На протяжении периода наших наблюдений она заметно повышалась через каждые 2 года на 3-й, что, в конечном счете, определяло динамику эпидемического проявления (уровня заболеваемости) природных очагов ИКБ (Гусманова и др., 2002; Коренберг и др., 2002). Несомненно, в данном регионе обилие лесных зверьков может использоваться как важный прогностический параметр оценки эпидемической обстановки по боррелиозам в последующие годы. При этом не следует однозначно ориентироваться на наблюдавшуюся нами строгую трехлетнюю цикличность активности природных очагов ИКБ, поскольку рыжей полевке (Bernshtein et al., 1989), как и другим резервуарным хозяевам боррелий, мало свойственна четкая регулярность в повторяемости пиков численности. Выявленная на Среднем Урале взаимосвязь мелких млекопитающих с динамикой боррелиозных паразитарных систем, очевидно, может быть весьма характерна и для других территорий, отличающихся особенно нестабильным обилием этих зверьков.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-48152).

Список литературы

Алыпова И. И., Коренберг Э. И., Воробьева Н. Н. Риск заражения иксодовым клещевым боррелиозом населения различных ландшафтных подзон Пермской области // Мед. паразит. 2002. № 1. С. 37—40.

Башенина Н. В. Материалы к экологии мелких млекопитающих зоны европейской тайги // Вопросы экологии и териологии. Уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та. Пермь, 1968. Т. 52. С. 3—44.

Бернштейн А. Д., Апекина Н. С., Копылова Л. Ф., Мясников Ю. А., Гавриловская И. Н. Сравнительная эколого-эпизоотическая характеристика лесных полевок (Clethrionomys). Среднего Приуралья // Зоол. журн. 1987. Т. 66, вып. 9. С. 1397—1407.

Бернштейн А. Д., Апекина Н. С., Михайлова Т. В., Мясников Ю. А., Хляп Л. А., Коротков Ю. С., Гавриловская И. Н. Хантавирусная инфекция у рыжих полевок в природном очаге. Сообщение 2. Зараженность полевок различных возрастных и функциональных групп // Мед. паразитол. 2001. № 4. С. 55—58.

Бернштейн А. Д., Михайлова Т. В., Апекина Н. С. Эффективность метода ловушко-линий для оценки численности и структуры популяции рыжей полевки (Clethrionomys glareolus) // Зоол. журн. 1995. Т. 74, вып. 7. С. 119—126.

Буренкова Л. А. Сезонные изменения зараженности клещей Ixodes ricinus возбудителями клещевых боррелиозов на севере Калужской области // Дезинфекционное дело. 2000. № 2. С. 14—16.

Васильева И. С., Наумов Р. Л. Паразитарная система болезни Лайма, состояние вопроса. Сообщение 1. Возбудители и переносчики // Acarina. 1996. Т. 4, № 1—2. С. 53—75.

Воронов Г. А. География мелких млекопитающих южной тайги Приуралья, Средней Сибири и Дальнего Востока (антропогенная динамика фауны и населения). Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 1993. 223 с.

Григорьева Л. А., Третьяков К. А. Особенности паразитарной системы иксодовые клещи—мелкие млекопитающие на северо-западе России // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 5. С. 422—430.

Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий: зайцеобразные и грызуны. СПб., 1995. 521 с.

Гусманова А. Г., Алыпова И. И., Девятков М. Ю., Щицина И. В., Хамидуллина Г. Г. Анализ заболеваемости иксодовыми клещевыми боррелиозами в Пермской области // Клещевые боррелиозы. Ижевск, 2002. С. 115—118.

Долгов В. А., Седых Э. Л., Смирнов А. А., Шилова С. А. О значении крота (Talpa europaea) в очагах клещевого энцефалита // Зоол. журн. 1968а. Т. 47, вып. 7. С. 1108—1109.

Долгов В. А., Чабовский В. И., Шилова С. А., Эфрон К. М. Некоторые вопросы экологии бурозубок (Mammalia, Sorex) и их значение в очагах клещевого энцефалита // Бюл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биолог. 1968б. Т. 73, вып. 6. С. 17—28.

Карасева Е. В., Ананьин В. В. Основные черты природного очага безжелтушного лептоспироза приозерно-болотного типа // Зоол. журн. 1954. Т. 33, вып. 2. С. 341—349.

Карулин Б. Е., Никитина Н. А., Истомин А. В., Ананьина Ю. В. Рыжая полевка (Clethrionomys glareolus) — основной носитель лептоспироза в лесном природном очаге // Зоол. журн. 1993. Т. 72, вып. 5. С. 113—122.

Кисленко Г. С., Коротков Ю. С. Лесной клещ Ixodes ricinus (Ixodidae) в очагах иксодовых клещевых боррелиозов северо-запада Подмосковья // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 6. С. 447—456.

Ковалевский Ю. В., Горелова Н. Б., Нефедова В. В. Уровень зараженности и степень инфицированности боррелиями голодных клещей Ixodes persulcatus разного пола // Актуальные аспекты природноочаговых болезней. Омск, 2001. С. 118—119.

Ковалевский Ю. В., Коренберг Э. И. Факторы, определяющие возможность заражения клещевым энцефалитом. Сообщение 1. Контакт людей с иксодовыми клещами в среднетаежных лесах Хабаровского края // Мед. паразитол. 1987. № 3. С. 3—7.

Ковалевский Ю. В., Коренберг Э. И. Оценка абсолютной численности взрослых Ixodes persulcatus по результатам учета на флаго-час (Ixodidae) // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 1. С. 21—25.

Ковалевский Ю. В., Коренберг Э. И., Елесина Ф. С., Егорова А. Д., Никитина Н. А., Шаткаускас А. В. Мелкие лесные млекопитающие природных очагов клещевого энцефалита Удмуртской АССР // Клещевой энцефалит в Удмуртии и прилежащих областях. Ижевск, 1969. С. 181—196.

Ковалевский Ю. В., Коренберг Э. И., Кузиков И. В., Родман Л. С., Бушуева Л. К., Суворова Л. Г. Основные черты размещения иксодовых клещей вдоль Амур-Буреинского участка Байкало-Амурской железнодорожной магистрали // Зоол. журн. 1979. Т. 58, вып. 1. С. 31—43.

Ковалевский Ю. В., Коренберг Э. И., Кутлина Г. В., Устинова О. А. Нормы просмотра препаратов при исследовании нимф иксодовых клещей методом темнопольной микроскопии в очагах боррелиозов // Мед. паразитол. 1996. № 4. С. 18—21.

Ковалевский Ю. В., Коренберг Э. И., Лев М. И., Кашина Н. В., Пчелкина А. А. Факторы, определяющие возможность заражения клещевым энцефалитом. Сообщение 2. Вирусофорность переносчика в среднетаежных лесах Хабаровского края // Мед. паразитол. 1988. № 3. С. 22—27.

Ковалевский Ю. В., Коренберг Э. И., Левин М. Л. Сезонная и годовая вариабельность зараженности клещей Ixodes persulcatus и I. ricinus возбудителем болезни Лайма // Проблемы клещевых боррелиозов. М., 1993. С. 137—146.

Ковалевский Ю. В., Коренберг Э. И., Никиточкин И. Г. Оптимизация способа оценки зараженности и степени индивидуальной инфицированности клещей боррелиями // Мед. паразитол. 1991. № 3. С. 18—21.

Коренберг Э. И. Оценка эпизоотической ситуации по патологическим изменениям у полевок при лептоспирозе // Журн. микробиол., эпидемиол. и иммунобиол. 1964. № 5. С. 87—92.

Коренберг Э. И. Мелкие млекопитающие и проблемы природной очаговости клещевого энцефалита // Зоол. журн. 1979. Т. 58, вып. 4. С. 542—552.

Коренберг Э. И. Боррелиозы (инфекции группы Лайм-боррелиоза) // Частная эпидемиология. М., 2002. Т. 2. С. 20—24.

Коренберг Э. И., Горелова Н. Б., Ковалевский Ю. В. Основные черты природной очаговости иксодовых клещевых боррелиозов в России // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 3. С. 177—187.

Коренберг Э. И., Горелова Н. Б., Постик Д., Ковалевский Ю. В., Барантон Г., Воробьева Н. Н. Резервуарные хозяева и переносчики боррелий — возбудителей иксодовых клещевых боррелиозов в России // Журн. микробиол., эпидемиол. и иммунобиол. 1997. № 6. С. 36—38.

Коренберг Э. И., Ковалевский Ю. В. Общая схема циркуляции вируса клещевого энцефалита // Зоол. журн. 1977. Т. 56, вып. 10. С. 1467—1478.

Коренберг Э. И., Ковалевский Ю. В. Районирование ареала клещевого энцефалита. М.: Изд-во ВИНИТИ, 1981. 148 с.

Коренберг Э. И., Ковалевский Ю. В. Абсолютный учет численности взрослых голодных клещей Ixodes persulcatus методом пробных площадок (Ixodidae) // Паразитология. 1982. Т. 16, вып. 3. С. 224—229.

Коренберг Э. И., Ковалевский Ю. В., Бусоедова Н. М. Природный очаг туляремии лесного типа в восточной части зоны БАМ // Природноочаговые инфекции зоны хозяйственного освоения БАМ. М., 1987. С. 106—115.

Коренберг Э. И., Щербаков С. В., Ковалевский Ю. В., Крючечников В. Н., Никитина О. В. Передача Borrelia burgdorferi от нимф к имаго у клеща Ixodes persulcatus Schulze // Докл. АН СССР. 1988. Т. 302, № 3. С. 759—760.

Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. Демографическая структура популяции таежного клеща (Ixodidae) в долинных темнохвойных лесах Кемчугского нагорья по состоянию на 1986—1991 гг. // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 4. С. 265—274.

Кузиков И. В., Ковалевский Ю. В., Липаев В. М., Чипанин В. И., Митейко В. Ф., Волков В. И., Долгих А. М., Беляева Н. Ф. Мелкие млекопитающие Амур-Буреинского участка БАМа // Бюл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 2. С. 3—14.

Лабзин В. В. Паразитирование на млекопитающих // Таежный клещ Ixodes persulcatus Schulze (Acarina, Ixodidae). Л.: Наука, 1985. С. 291—307.

Левин М. Л. Соотношение численности голодных личинок, нимф и имаго I. persulcatus в среднетаежных лесах Хабаровского края // Всесоюз. совещ. по проблемам теоретической и прикладной акарологии; 6-е. Л., 1990. С. 76—77.

Лыков В. А., Митрофанова Ю. Г. Материалы по распространению и экологии Ixodes persulcatus P. Sch. в Пермской области // Вопросы арахноэнтомологии. Пермь, 1971. С. 10—38.

Мальков Г. Б. Материалы по движению численности мышевидных грызунов в очагах клещевого энцефалита Пермской области // Клещевой энцефалит и вирусные геморрагические лихорадки. Омск, 1963. С. 195—199.

Мальков Г. Б. Экологические особенности и движение численности лесных мышевидных грызунов в Пермской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1966. 21 с.

Матущенко А. А., Венедиктов В. С., Якименко В. В., Танцев А. К. Роль мелких млекопитающих в циркуляции боррелий в природных очагах клещевого боррелиоза на юго-западе Сибири // Журн. инфекц. патологии. 1996. Т. 3, вып. 4. С. 37—39.

Наумов Р. Л., Бабенко Л. В. Обилие таежного клеща // Таежный клещ Ixodes persulcatus Schulze (Acarina, Ixodidae). Л.: Наука, 1985. С. 320—326.

Наумов Р. Л., Васильева И. С. Болезнь Лайма: проблемы эпизоотологии // Мед. паразитол. 2001. № 4. С. 38—42.

Наумов Р. Л., Васильева И. С., Гутова В. П., Ершова А. С. Размножение возбудителей болезни Лайма Borrelia burgdorferi в клещах Ixodes persulcatus // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 5. С. 412—421.

Нефелова В. В., Коренберг Э. И., Горелова Н. Б., Москвитина Г. Г., Шашина Н. И. Результаты изучения вертикальной передачи боррелий спонтанно инфицированными самками таежного клеща // Клещевые боррелиозы. Ижевск, 2002. С. 210—212.

Симкин Г. Н. Биогеоценозы таежного леса. М.: Изд-во МГУ, 1974. 176 с.

Суворова Л. Г., Тупикова Н. В., Фарафонова Г. Ф. Роль различных видов мелких млекопитающих в прокормлении личинок и нимф таежного клеща в очаге клещевого энцефалита восточноевропейских южнотаежных лесов // Клещевой энцефалит и вирусные геморрагические лихорадки. Омск, 1963. С. 219—222.

Тупикова Н. В. Соотношение абсолютной и относительной численности рыжих полевок // Грызуны. Л.: Наука, 1983. С. 461—463.

Тупикова Н. В., Коновалова Э. А. Размножение и смертность рыжих полевок в южнотаежных лесах Вятско-Камского междуречья // Фауна и экология грызунов. Вып. 10. М.: Изд-во МГУ, 1971. С. 145—170.

Тупикова Н. В., Разумова О. В. Мелкие млекопитающие сопряженного очага клещевого энцефалита и геморрагической лихорадки восточно-европейских южнотаежных лесов // Клещевой энцефалит и вирусные геморрагические лихорадки. Омск, 1963. С. 373—375.

Тупикова Н. В., Разумова О. В. Колебания численности мелких млекопитающих липовых раменей Кировской области // Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных. М., 1964. С. 104—105.

Тупикова Н. В., Сидорова Г. А., Коновалова Э. А. Определитель возраста лесных полевок // Фауна и экология грызунов. Вып. 9. М.: Изд-во МГУ, 1970. С. 160—167.

Тупикова Н. В., Суворова Л. Г., Коренберг Э. И. К оценке значения различных видов мелких млекопитающих в прокормлении личинок и нимф таежного клеща // Фауна и экология грызунов. Вып. 14. М.: Изд-во МГУ, 1980. С. 158—176.

Филоненко И. В., Рыбакова Н. А., Кузнецов Г. Г. Сочетанное проявление природных очагов на территории Вологодской области. Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 1. С. 26—32.

Хляп Л. А., Емельянова Л. Г., Шефтель Б. И. Значение разных видов землероек в природных очагах клещевого энцефалита // Бюл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. 1987. Т. 92, вып. 2. С. 3—12.

Шилова С. А. Эпизоотологическое значение мышевидных грызунов в очагах клещевого энцефалита Пермской области // Вопросы экологии и териологии. Уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та. Т. 84. Пермь, 1971. С. 37—57.

Bernshtein A. D., Zhigalski O. A., Panina T. V. Multi-annual fluctuations in the size of a population of the bank vole in European part of the Soviet Union // Acta Theriol. 1989. Vol. 34, N 30. P. 409—438.

Boer B. de, Hovius K. E., Noblmans M. K. E., Gray J. S. The woodmouse (Apodemus sylvaticus) as a reservoir of tick-transmitted spirochetes (Borrelia burgdorferi) in the Neherlands // Zbl. Bact. 1993. P. 404—416.

Gern L., Estrada-Pena A., Frandsen F., Gray J. S., Jaenson T. G. T., Jongejan F., Kahl O., Korenberg E., Mehl R., Nuttall P. A. European reservoir hosts of Borrelia burgdorferi sensu lato // Zbl. Bact. 1998. Vol. 287. P. 196—204.

Gern L., Humaer P.-F. Ecology of Borrelia burgdorferi sensu lato in Europe // Lyme borreliosis: biology, epidemiology and control / Ed. by J. Grey, O. Kahl, R. S. Lane, G. Stanek, Oxford: CAB International. 2002. P. 149—174.

Gern L., Perret J.-L., Guigoz E., Rais O., Moosmann Y. Fiveyear-survey on the prevalence of Borrelia burgdorferi sensu lato in Ixodes ricinus ticks, on tick density and clinical cases of Lyme borreliosis in an endemic area of Switzerland // Int. J. Med. Microbiol. 2002. Vol. 291. Suppl. 33. P. 21.

Gorelova N. B., Korenberg E. I., Kovalevskii Yu. V., Shcherbakov S. V. Small mammals as reservoir hosts for Borrelia in Russia // Zbl. Bact. 1995. Vol. 282. P. 315—322.

Kalyakin V. N., Kovalevskii Yu. V., Nikitina N. A. Some epizootological characteristics of Toxoplasma glareoli Erhardova, 1955 infection in redbacked voles (Clethrionomys) // Folia Parasitol. 1973. Vol. 20. P. 119—129.

Korenberg E. I., Gorelova N. B., Kovalevskii Yu. V. Ecology of Borrelia burgdorferi sensu lato in Russia // Lyme borreliosis: biology, epidemiology and control / Ed. by

J. Grey, O. Kahl, R. S. Lane and G. Stanek. Oxford: CAB International. 2002. P. 175—200.

Kovalevskii Yu. V., Korenberg E. I. Differences in Borrelia infections in adalt Ixodes persulcatus and Ixodes ricinus ticks (Acari: Ixodidae) in populations of north-western Russia // Experimental et Aplied Acarology. 1995. Vol. 19. P. 19—29.

Postic D., Korenberg E., Gorelova N., Kovalevskii Yu., Bellinger E., Baranton G. Borrelia burgdorferi sensu lato in Russia and neighbouring countries: high incidence of mixed isolates // Res. Microbiol. 1997. Vol. 148. P. 691—702.

Talleklint L., Jaenson T. G. T., Mather T. N. Seasonal variation of the capacity of the bank vole to infect larval ticks (Acari: Ixodidae) with the Lyme disease spirochete (Borrelia burgdorferi) // J. Med. Entomol. 1993. Vol. 30. P. 812—815.

ГУ НИИ эпидемиологии и микробиологии
им. Н. Ф. Гамалеи РАМН,
Москва

Поступила 1 IX 2003

LONG-TERM DYNAMICS OF THE EPIZOOTIC PROCESS IN NATURAL FOCI OF IXODID TICK BORRELIOSES IN MOUNTAIN TAIGA FORESTS OF THE MIDDLE URAL

Yu. V. Kovalevskii, E. I. Korenberg, N. B. Gorelova

Key words: ixodid tick-borne borrelioses, vector, reservoir host, epizootic process.

SUMMARY

During eleven spring-summer seasons (1992—2002), the dynamics of the epizootic process in natural foci of ixodid tick-borne borrelioses (ITBB) were studied in taiga forests of the Middle Ural (Perm Province, Russia). In these foci, *Borrelia garinii* and *B. afzelii* circulate, and their main vector is the *Ixodes persulcatus* tick. Main parameters of the epizootic process were calculated for each season. In four seasons (1993, 1996, 1999 and 2002), the parameters characterizing the abundance of unfed nymphs and adult ticks, as well as the prevalence of *Borrelia* in them, density of infected ticks, and approximate total number of *Borrelia* in them proved to increase essentially and simultaneously. These seasons were preceded by the years of population peaks in forest small mammals (1992, 1995, 1998 and 2001), especially in the *Clethrionomys glareolus* vole, the dominant species in the local fauna of these mammals and the main reservoir host of *Borrelia.* Apparently, the possibility of horizontal transmission of the ITBB agents sharply increased in such years, and this resulted in the intensification of their dissemination.